Thiosiphon, eine neue Gattung der Schwefelbakterien

Von

Dr. Zora Klas

(Mit 3 Textfiguren und 2 Tafeln)

(Aus dem Botanischen Institute der Universität Zagreb und dem Ozeanographischen Institute Split)

(Vorgelegt in der Sitzung am 5. November 1936)

Seit einiger Zeit mit dem Studium der Schwefelbakterienvegetation im Hafen ven Split (Dalmatien) beschäftigt, gelang es mir, in dem Abflußkanal der dortigen Schwefeltherme zwischen anderen von verschiedenen Fundorten bereits bekannten Schwefelbakterien auch zwei neue *Thiothrix*-Arten zu entdecken: *Thiothrix Voukii* und *Thiothrix longiarticulata*. Beide Arten zeichnen sich durch die Größe ihrer Zellen, beziehungsweise ihre Länge aus, welche diejenige bisher bei *Thiothrix*-Arten festgestellte bei weitem übertrifft.[1] Als ich aber Mitte Oktober 1936 in Split frisches Material sammelte, fand ich zwischen anderen, bereits definierten Schwefelbakterien noch eine ganz besondere Art, welche ich in keine der bekannten Gattungen unterbringen konnte und mich daher nach eingehendem Studium entschließen mußte, ein neues Genus: *Thiosiphon*, aufzustellen.

Bevor ich zur Charakteristik dieser Schwefelbakterie übergehe, möchte ich einiges über den Fundort mitteilen. Der Abflußkanal der bereits in römischen Zeiten bekannten Schwefeltherme in Split, welche sich laut Analyse durch ziemlich hohen Schwefelgehalt auszeichnet, mündet in den Hafen von Split, also in das Meer ein. Dieser Kanal führt aber nicht bloß das überflüssige, beziehungsweise verbrauchte Wasser der Therme ab, sondern ist auch mit einigen städtischen Kanälen verbunden, welche allerlei organische Abfälle, Fäkalien usw. mitführen, wodurch der Schwefelgehalt des Thermalwassers höchstwahrscheinlich noch erhöht wird. Die Kanalmündung

[1] Anmerkung. Die Publikation beider Arten ist im Archiv für Protistenkunde, Bd. 88, Heft 1, erschienen. Übersichtshalber gebe ich hier die Größenverhältnisse beider Arten an: *Thiotrix Voukii:* Breite der Fäden 15 bis 30 μ (17 μ), Länge der Zellen 15 bis 30 μ (19 bis 23 μ); *Th. longiarticulata:* Breite der Fäden 3·3 bis 6·6 μ (4·2 μ), Länge der Zellen 19 bis 33 μ (26 μ). Während *Th. Voukii* (benannt zu Ehren Professors Dr. V. Vouk, welcher als erster in Jugoslawien anläßlich seiner Thermalstudien auch Schwefelbakterien notierte) in der *Thiotrix*-Gattung ziemlich vereinzelt dasteht, schließt sich *Th. longiarticutata* im System nahe an die von Molisch im Meerwasser von Triest entdeckte *Th. annulata* und auch an die Winogradsky'sche *Th. nivea* an. Die Unterscheidungsmerkmale sind jedoch zu ausgeprägt, um sie nur als eine Form dieser auffassen zu können.

befindet sich je nach dem Meeresstande in der Höhe des Wasserspiegels oder unterhalb dessen. Anschließend an die Kanalmündung befinden sich an rechter Seite des ausgebauten Hafendammes zwei steinerne Terrassen, beziehungsweise Stiegen mit Höhenunterschied von zirka $^1/_2$ *m*. Während nun der Hafendamm in Höhe des Wasserspiegels und auch tiefer bis zur ersten Stiege von verschiedenen Chlorophyceen und Cyanophyceen bewachsen ist, an welchen man die epiphytischen Schwefelbakterien als weiße Watten oder Flocken schon mit bloßem Auge unterscheiden kann, weist der Bewuchs der zweiten, tieferen Stiege nur wenige Chlorophyceen, dagegen mehr Cyanophyceen, Diatomaceen und auch eine reichhaltigere Fauna auf. Im Schlamme, welcher dieser Stiege in weit größerem Maße als der ersten anhaftet, fand ich zahlreiche Vorticellen, Copepoden, Bryozoen, Ciliaten und auch Würmer. Von Schwefelbakterien kommen auch hier wie oben vorwiegend sessile Arten vor, aber während in der Höhe des Wasserspiegels und der ersten Stiege *Thiothrix Voukii* und *Th. longiarticulata* vorherrschen, ist hier das nun zu beschreibende *Thiosiphon* am häufigsten vertreten.

Wie ich schon in dem Namen zum Ausdrucke bringen möchte, liegt uns in *Thiosiphon* ein schlauchförmiger Organismus vor, welcher sehr stark an die siphonalen Algen erinnert. (Vergl. Fig. 1 sowie Taf. I, Fig. 1, und Taf. II, Fig. 1.) Der Schlauch, welcher höchstens 1 bis $1^1/_2$ *mm* lang zu sein pflegt, ist im lebenden Zustande dicht mit großen Schwefeltröpfchen (+ 2 μ) erfüllt, weist aber in seiner ganzen Länge keine Querwände auf. Auch an ausgehungerten Exemplaren mit sehr wenigen Schwefeltröpfchen, beziehungsweise an Präparaten, welche ich zur Entschwefelung mit absolutem Alkohol behandelte, konnte ich keine Querwände entdecken. Ebensowenig an Präparaten, welche zur Sichtbarmachung der Querwände mit Jod (Jodjodkali, Chlorzinkjod) behandelt wurden.[1] Der ganze Schlauch von *Thiosiphon* besteht demnach aus einer einzigen Zelle, welche wohl die bis heute bekannte größte Bakterienzelle darstellt und zugleich ein sehr geeignetes Objekt für künftige zytologische Forschungen zu sein verspricht.

Obwohl wie in der Länge so auch in der Breite der Schläuche Variationen auftreten können, ist *Thiosiphon* durchschnittlich doch bedeutend kürzer als z. B. *Thiothrix Voukii* oder *Th. longiarticulata*. Seine Länge erreicht, wie erwähnt, 1 bis $1^1/_2$ *mm*, und die Breite, an der Basis gemessen, variiert von 17 bis 53 μ. Wie aus der Fig. 1 sowie aus Mikrophotographien, Taf. I und II, zu ersehen, ist der Faden, beziehungsweise Schlauch von *Thiosiphon* nicht gleichmäßig breit, vielmehr fast regelmäßig gegen das apikale Ende verjüngt. Die Unterschiede der Breite der Schläuche an Basis und Spitze sind verschieden stark ausgeprägt, können aber bis 23 μ betragen.

---

1 Tunmann O., Pflanzenmikrochemie, p. 116.

Gegen das apikale Ende der Schläuche zu weist *Thiosiphon* stellenweise Einschnürungen auf, welche in Bildung von Gonidien resultieren. Die Einschnürung des Schlauches erfolgt in basipetaler Reihenfolge in mehr oder weniger gleichmäßigen Abständen und zeigt alle Übergänge von beginnender Einschnürung des Schlauches

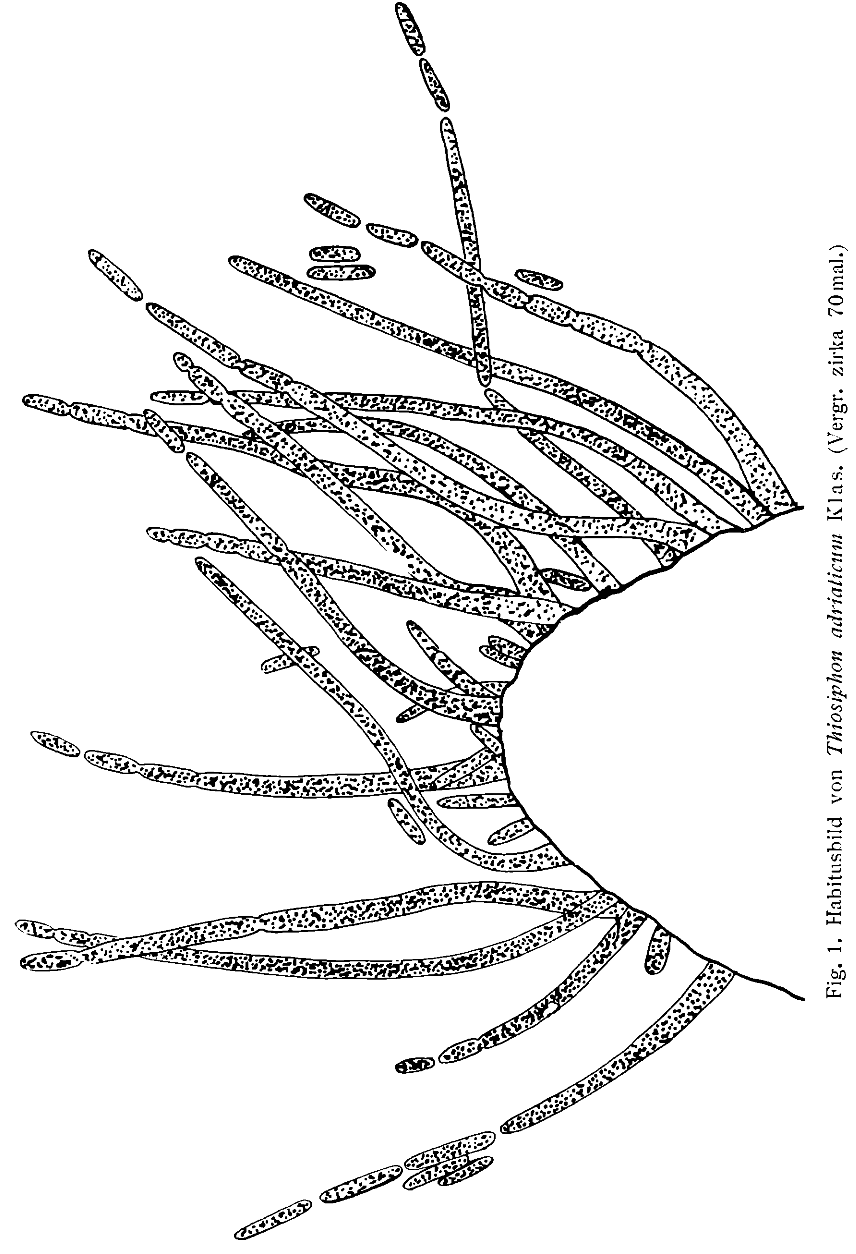


Fig. 1. Habitusbild von *Thiosiphon adriaticum* Klas. (Vergr. zirka 70 mal.)

bis zu vollendeter Abschnürung der Gonidie. Am häufigsten war in dem untersuchten Material *Thiosiphon* in jenem Stadium vertreten, in welchem die apikale Gonidie bereits abgeschnürt, die zweitnächste in fortgeschrittener und die dritte in erst beginnender Einschnürung begriffen war. Zuweilen wird diese Reihenfolge gestört, indem die zweite Gonidie früher als die erste abgeschnürt wird. Auf diese Weise entstehen dann biskuitförmige Gonidien (siehe Textfigur 3, Abb. 5 und 6). Normal sind die Gonidien 30 bis 60 μ lang, 13 bis 30 μ breit, mit schwach abgerundeten Enden. Zuweilen kann man an der abgelösten Gonidie noch den nicht resorbierten

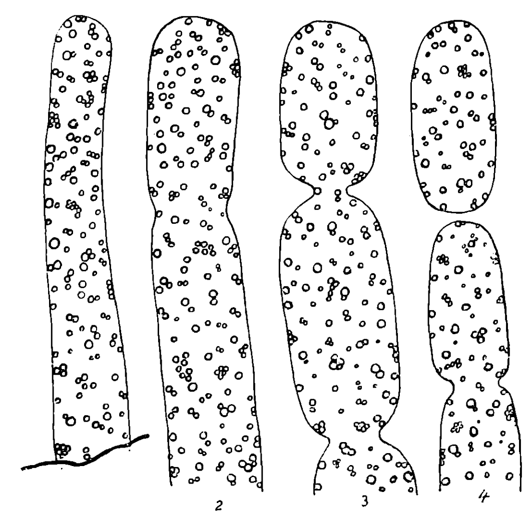


Fig. 2. *Thiosiphon adriaticum* Klas.

1. Auskeimende Gonidie von *Thiosiphon.*
2. Apikales Ende eines jungen Schlauches mit erster Andeutung der Einschnürung.
3. Dasselbe in fortgeschrittenem Stadium der Einschnürung.
4. Fadenende mit abgeschnürter Gonidie.

(Vergr. zirka 250 mal.)

Rest der Membran der Abschnürungsstelle beobachten (vgl. Textfigur 3, Abb. 2 und 3). Das Einsetzen des Stadiums der Gonidienbildung scheint nicht mit einer bestimmten Länge des Schlauches im Zusammenhange zu sein, da wie längere so auch sehr kurze Schläuche in diesem Stadium anzutreffen waren. Während aber Winogradsky den bei Beggiatoen häufigen Zerfall des ganzen Fadens in Gonidien auch bei *Thiothrix tenuis* feststellen konnte, zeigte *Thiosiphon* niemals diese Erscheinung (Winogradsky, p. 35, Taf. I, Fig. 10 und 11).

Die abgelöste Gonidie besitzt keine besonderen Bewegungsorgane und ich sah sie auch nie in Eigenbewegung. Höchstwahrscheinlich wird die Gonidie nach ihrer Ablösung durch Wasser-

strömungen an das Substrat hingeschwemmt und dort durch den Schleim festgehalten. Besondere Anheftungsvorrichtungen waren weder an erst keimenden Gonidien noch an ausgewachsenen Schläuchen zu beobachten. Nur zuweilen fand ich bei älteren Fäden die Basis des Schlauches kegelförmig zugespitzt. Die Gonidie wächst in einen Schlauch aus, wann aber die Verjüngung des Schlauches eintritt und ob der Gonidie eine gewisse Ruheperiode vorgeht, bleibt noch zu prüfen.

Was die Ökologie dieser eigentümlichen Schwefelbakterie anbelangt, so ist sie nach dem bisher Beobachteten als ein typischer und vielleicht nitrophiler Epiphyt aufzufassen. Während ich *Thiosiphon* an Schlammpartikeln allein nie vorfand, kommt er an beschriebenem Standort sehr oft an pflanzlichen und tierischen Objekten angeheftet vor. Besonders häufig fand ich ihn im Schleime

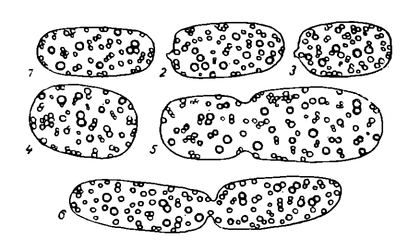


Fig. 3. Gonidien von *Thiosiphon adriaticum* Klas. Abb. 1 bis 4 = normale Gonidien, bei 2 und 3 mit noch sichtbaren Resten der Membran der Abschnürungsstelle, Abb. 5 und 6 = biskuitförmige Gonidien.

(Vergr. zirka 250 mal.)

der Kolonien der Rhodothiobakterie *Thiocystis violacea,* welche hier oft Algen und sessile Tiere besiedelt. *Thiosiphon* bildet mehr oder minder dichte Räschen, welche jedoch nie einen strahlenförmigen Habitus annehmen, wodurch auch ein nicht zu unterschätzendes Unterscheidungsmerkmal gegenüber dem Habitusbild der *Thiothrix*-Räschen gegeben ist.

Aus alledem Gesagten ergibt sich für die neue Gattung die folgende Diagnosis:

Thiosiphon Klas (1936).

Schlauchförmige, einzellige, unbewegliche Fäden ohne Querwandbildung, mit verbreiterter, zuweilen kegelförmiger Basis und verjüngter, aber abgerundeter Spitze. Unter normalen Wachtumsbedingungen dicht mit großen (+ 2 μ) Schwefeltröpfchen erfüllt. Vermehrung durch zentripetal erfolgende Fadenabschnürungen (Gonidienbildung), welche basalwärts fortschreitet. Abgelöste Gonidien befestigen sich im Schleime und wachsen zu neuen Schläuchen heran. Einzeln oder in dichten Beständen auf Meeresalgen oder Tieren.

Einzige Art:

Thiosiphon adriaticum Klas (1936) sp. n.

Schlauchförmige, aufrechte oder nickende einzellige, festsitzende Fäden mit deutlichem Gegensatz von Basis und Spitze. Breite der Schläuche an der Basis 17 bis 53 μ, am apikalen Ende 13 bis 30 μ, Höhe der Schläuche 1 bis $1^1/_2$ *mm*. Gonidien oblong, 13 bis 30 μ breit, 30 bis 60 μ lang. Zuweilen werden auch zwei noch nicht voneinander losgelöste Gonidien abgeschnürt, wodurch eine biskuitförmige Bildung entsteht,

Ein Fundort: Abflußkanal der Schwefeltherme im Spliter Hafen, Jugoslawien.

Bevor wir die systematische Stellung der neuen Gattung *Thiosiphon* besprechen, soll hervorgehoben werden, daß zwischen Forschern, welche sich dem Studium der Schwefelbakterien widmeten, nicht unerhebliche Differenzen in gewissen grundlegenden Fragen bestehen, so vor allem in der Zell- und Membranauffassung. Sind die Septierungen, welche an *Beggiatoa*- und *Thiotrix*-Fäden unzweifelhaft zu beobachten sind, als Zellquerwände, d. h. Membranen aufzufassen, oder sind dies nur Plasmabildungen, beziehungsweise Schleimbildungen? Die Entscheidung dieser Frage entscheidet auch darüber, ob die Beggiatoen als unizelluläre oder multizelluläre Organismen aufzufassen sind. Bisher sind die Meinungen darüber, wie gesagt, noch recht verschieden. Während Ellis z. B. in Diagnosis der Familie der Beggiatoaceen angibt: »The filaments are unicellular, and either homogeneous or dividet into sections by the formation of thin transverse bands of hyaline slime at more or less-regular intervals« (Ellis, p. 92), um in der Vergleichstabelle der übrigens auch in dieser Familie eingereihten Arten *Thioploca Schmidlei* und *Th. ingrica* doch auch die Rubrik »lenght of cells« (ibid. p. 115) aufzunehmen, spricht Molisch bei *Thiothrix annulata* ausdrücklich von der »Höhe der Zellen« (Molisch, p. 58). Bavendamm führt in Übereinstimmung mit manchen Forschern wie Lauterborn, Molisch u. a. in seiner Bestimmungstabelle für die Familie der Beggiatoaceen gerade das Merkmal an: »Zellen zu Fäden vereinigt« (Bavendamm, p. 102). Es würde zu weit führen, hier alle diese durch Literaturzitate bekräftigten Meinungsverschiedenheiten darzustellen, da ich ohnedies in einer besonderen Abhandlung auf Grund zytologischer Untersuchung meiner neuen, dafür besonders geeigneten Arten darauf zurückzukommen beabsichtige. Einstweilen sei nur bemerkt, daß ich mich auf Grund meiner bisherigen Erfahrungen an *Thiothrix Voukii*, *Th. longiarticulata* und *Thiosiphon adriaticum* nicht entschließen könnte, der Ellis'schen Auffassung und folglich auch seinem System beizupflichten. Vorläufig verweise ich nur auf die Mikrophotographie, Taf. II, Fig. 1, aus welcher klar ersichtlich ist, daß es sich z. B. bei *Thiothrix Voukii* um einen deutlich in Zellen gegliederten und bei *Thiosiphon* um einen querwandlosen Organis-

mus handelt. Ich sehe mich daher genötigt, zurzeit das Bavendammsche System der Schwefelbakterieneinteilung anzunehmen. Da Bavendamm aber in der Unterreihe der *Leuco-Thiobacteria*, wohin zweifellos *Thiosiphon* einzureihen ist, nur zwei Familien unterscheidet, und zwar:

1. *Beggiatoaceae*: Zellen zu Fäden vereinigt, und
2. *Achromatiaceae*: Zellen frei, zeitlebens bewegungsfähig (l. c., ibid.),

so ergibt sich die Notwendigkeit der Aufstellung einer neuen Familie:

3. *Thiosiphonaceae*: Einzellig, schlauchbildend, festsitzend.

Durch diese Familie, welche im Bavendamm'schen Systeme zwischen die Beggiatoaceen und Achromatiaceen einzuschalten ist, entsteht ein natürliches Bindeglied zwischen den fadenförmigen, mehrzelligen und den einzelligen, freibeweglichen Schwefelbakterien. Denn wie zu ersehen, teilen die *Thiosiphonaceae* mit den *Achromatiaceen* das Charakteristikum der Einzelligkeit, mit den *Beggiatoaceen* dagegen das Merkmal des fadenförmigen Habitus.

Zitierte Literatur.

Bavendamm, W., Die farblosen und roten Schwefelbakterien. Pflanzenforschung, Heft 2, Jena (1924).

Ellis, D., Sulphur bacteria. A monograph., London (1932).

Klas, Z., Zwei neue Schwefelbakterien (*Thiothrix Voukii* n. sp. et *Thiotrix longiarticulata* n. sp.). Archiv für Protistenkunde, Bd. 88, Heft 1, p. 121—126 (1936).

Molisch, H., Neue farblose Schwefelbakterien. Centralbl. f. Bakteriologie u. Parasitenkunde, II. Abt., XXXIII. Bd., p. 55—62 (1912).

Winogradsky, S., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Bakterien. Heft I: Zur Morphologie und Physiologie der Schwefelbakterien. Leipzig, (1888).

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1: Habitusbild von *Thiosiphon adriaticum* Klas. Man beachte die gegen das apikale Ende stattfindende Verschmälerung der Schläuche sowie die Einschnürungen der in Gonidienbildung begriffenen Schläuche.
Vergr. zirka 35 mal.

Fig. 2: Apikales Ende eines *Thiosiphon*-Schlauches in Gonidienbildung.
Vergr. zirka 250 mal.

Tafel II.

Fig. 1: *Thiosiphon adriaticum* und leere Fäden von *Thiothrix Voukii.* Man beachte an den leeren *Thiotrix*-Fäden die deutlich sichtbaren Querwände.
Vergr. zirka 40 mal.

Fig. 2: Apikales Ende eines *Thiosiphon*-Schlauches in Gonidienbildung. Im Gegensatz zu Taf. I, Fig. 2, sind hier die Gonidien länger und schmäler.
Vergr. zirka 250 mal.

Alle Mikrophotographien sind Originalaufnahmen lebender Objekte.

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 1.

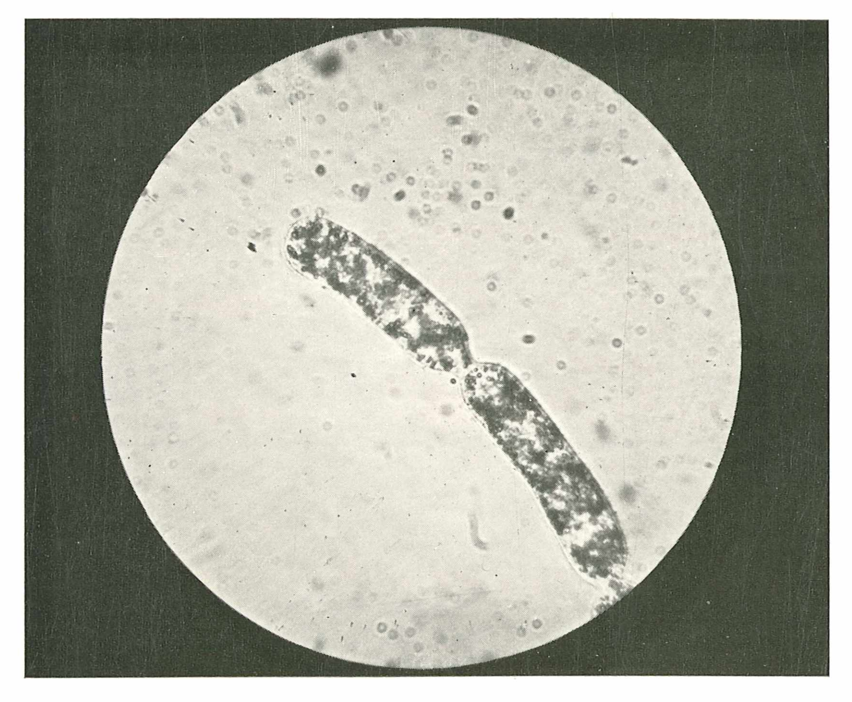


Fig. 2.